动 物 学 研 究 2005, Aug. 26 (4): 379-385 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

非传粉小蜂的食性及其对榕树-传粉小蜂系统稳定性的影响

杨成云[1,2]，王瑞武[1,*]，赵桂仿[2,**]，杨大荣[3]

（1. 中国科学院昆明动物研究所，云南 昆明 650223；2. 西北大学 生命科学学院，陕西 西安 710069；
3. 中国科学院西双版纳热带植物园 昆明分部，云南 昆明 650223）

摘要： 榕树与其传粉小蜂形成了高度专一的互惠共生系统。非传粉小蜂则是该系统的资源掠夺者，但它与该系统共存的机制仍不清楚。于2003年12月—2004年4月在西双版纳以聚果榕（*Ficus racemosa* L.）为材料，研究了寄生在聚果榕榕果内的5种非传粉小蜂的食性及相互关系，以探讨非传粉小蜂与榕树-传粉小蜂系统共存的机制。结果表明：寄生在聚果榕榕果内的5种非传粉小蜂中，仅 *Platyneura testacea* Motschulsky 和 *Platyneura mayri* Rasplus 能刺激子房发育成瘿花，是造瘿者；*Apocrypta* sp.，*Apocrypta westwoodi* Grandi 和 *Platyneura agraensis* Joseph 不能刺激子房发育成瘿花，是拟寄生者。传粉小蜂的拟寄生者和造瘿者对传粉小蜂有负的影响，但在蚂蚁和造瘿者的拟寄生蜂作用下，这种负面影响并不显著，而且它们对榕树繁殖没有显著影响。对小蜂自然种群的分析表明，传粉小蜂处于优势地位。说明在自然情况下传粉小蜂的拟寄生者和造瘿者的种群维持在一个较低水平，对榕树-传粉小蜂系统稳定性影响较小，故能与之长期共存。

关键词： 互利共生；榕树；榕小蜂；协同进化；西双版纳
中图分类号： Q958.122.3；Q969.54 **文献标识码：** A **文章编号：** 0254-5853（2005）04-0379-07

Diet of Non-pollinating Wasps and Their Impact on the Stability of Fig-pollinator Wasp Mutualism

YANG Cheng-yun[1,2], WANG Rui-wu[1,*], ZHAO Gui-fang[2,**], YANG Da-rong[3]

(1. *Kunming Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Kunming, Yunnan* 650223, *China*;
2. *College of Life Sciences, Northwest University, Xi'an, Shaanxi* 710069, *China*;
3. *Kunming Section, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Kunming, Yunnan* 650223, *China*)

Abstract: *Ficus* (Moraceae) and their species-specific pollinator wasps (Agaonidae) form a remarkable plant-insect obligate mutualism, and non-pollinators are the exploiters of the mutualism. The negative impact of exploiters on the reciprocal mutualists might disrupt the reciprocal mutualism in the process of evolution, but how the exploiters could coexist with the reciprocal mutualsits is not still clear. In this study, the diet of the five species of non-pollinators and relationship among fig wasps were analyzed on *Ficus racemosa* L. in Xishuangbanna from Dec. 2003 to Apr. 2004. In a controlled experiment pollinators and each species of non-pollinators oviposited and counts of wasps and seeds in mature figs were conducted. The results indicated that only *Platyneura testacea* Motschulsky and *Platyneura mayri* Rasplus are gall-makers, which can induce the ovaries into galls; *Apocrypta* sp., *Apocrypta westwoodi* Grandi and *Platyneura agraensis* Joseph are the parasitoids. The gall-makers and the parasitoids of pollinators have negative impacts on pollinators, but the impacts are not significant because of the influence of the ants and parasitoids of gall-makers. Additionally, the experiment excluding non-pollinators oviposition showed that the number of offspring of pollinators and seeds were not significantly different with the natural fruits. Moreover, the analysis on the natural population structure of fig wasps revealed that the pollinators are the dominant species. So in the natural condition, the abundance of gall-makers and parasitoids of pollinators are below the level needed to exclude pollinators, and thus they have a relatively weak impact on the stability of fig-pollinator mutualism and can coexist with the mutualism.

Key words: Mutualism; Fig; Fig wasp; Coevolution; Xishuangbanna

---

收到日期：2005-01-20；接受日期：2005-04-12
基金项目：国家自然科学基金资助项目（30300051）
* 通讯作者（Corresponding author），E-mail：ruiwukiz@hotmail.com，Tel：0871-5199178，Fax：0871-5191823
** 通讯作者（Corresponding author），E-mail：gfzhao@nwu.edu.cn

种间互利共生也就是相互作用的两个物种通过彼此向对方提供利益或服务来提高双方适合度的一种相互作用方式（Boucher，1985；Bronstein，1994；Yu，2001），它在自然生态系统中广泛存在（Bronstein，2001）。互利共生的两个物种提供的利益或服务也吸引着资源掠夺者。资源掠夺者能够从共生系统获得利益或服务，却对共生系统没有任何回报。与共生者相比，它们具有更高的适合度，因而可能会通过竞争而排除共生者（Jazen，1979；Bronstein，2001；Yu，2001）。这样，共生系统在资源掠夺者的作用下如何得以保持，就成了进化生物学要解决的一个中心问题（Darwin，1859；Boucher，1985；Dugatkin，1997）。

榕树－传粉小蜂共生系统因为它们之间的高度专一性而倍受关注（Jazen，1979；Chen et al，1996；Herre，1999；Weiblen，2002；Yang et al，2001；Cook & Rasplus，2003；Wang et al，2005a，b）。在大约750种榕树中（Berg，1989），除了少数例外（Michaloud et al，1996），每种榕树都有高度专一的传粉小蜂为其传粉。除了传粉小蜂，在榕果内还寄生着很多非传粉小蜂，包括造瘿者（gall maker）和拟寄生者（parasitoid）（Bronstein，1991；Hawkins & Compton，1992；West & Herre，1994；Cook & Power，1996；Yu，2001）。一种榕树甚至能容纳超过30种的非传粉小蜂（Compton & Hawkins，1992）。早期的研究表明，传粉小蜂的拟寄生者和造瘿者对榕树－传粉小蜂系统有负的影响（Compton et al，1994；West & Herre，1994；West et al，1996；Kerdelhué et al，2000）：造瘿者与传粉小蜂竞争雌花资源，影响传粉小蜂的繁殖；拟寄生者的寄生使传粉小蜂种群减小，进而影响到榕树花粉的散播。那么，为什么这些资源掠夺者能够与互惠体系共存而没有造成互惠的一方或双方局域性灭绝甚至导致整个互惠体系瓦解呢（Jazen，1979；Kerdelhué & Rasplus，1996；Kerdelhué et al，2000）？

食性和生态学功能是决定昆虫生活史和某物种与其他物种间基本关系的主导因素（Qin，1987；Qin & Wang，2001）。因此，综合考虑某种榕树上所有非传粉小蜂的食性及其生态学功能将有助于进一步了解榕树－传粉小蜂系统与非传粉小蜂共存的机制。

1 材料与方法

1.1 研究地点

研究样地设在云南省西双版纳州勐腊县勐仑镇。西双版纳位于北纬21°41′～22°41′N，东经99°55′～101°50′E，地处热带雨林的北缘。海拔550～680 m。该地区的气候可分为干季和雨季。雨季为6月～10月，干季为11月～翌年5月。年均温21.4 ℃，最冷月（1月）均温11.2 ℃，最热月（4月）均温33.5 ℃，全年的降水量1 557.0 mm，79%～82%的降雨量集中在雨季。年均相对湿度86%。其森林植被为热带雨林北缘类型，榕树是关键类群之一。

1.2 研究材料

聚果榕（*Ficus racemosa*）雌雄同株，是桑科（Moraceae）榕属（*Ficus*）聚果榕亚属（Subgenus *Sycomorus*）的高大乔木，一般高4～25 m。一棵树一年可结果4～6次。榕果生于老茎的瘤状短枝上，果梨型。在西双版纳，聚果榕全年都挂果。挂果时是典型的树内同步，树间异步。挂果期2到3个月不等，有时可能近4个月，周期的长短依赖于气温、水分和营养状况（Yang et al，2001）。主要分布于热带雨林的沟谷湿润地带，在森林边缘地带或农田、公路边、江边比较容易发现。

聚果榕由 *Ceratosolen fusciceps* 专一传粉，*C. fusciceps* 也只能通过寄生聚果榕的雌花繁殖后代，它们形成了高度专一的互惠共生系统。除了传粉小蜂，还有5种非传粉小蜂也能够寄生聚果榕的雌花。它们是长鞘榕小蜂亚科（Sycophaginae）扁股榕小蜂属（*Platyneura*）的 *P. testacea*、*P. mayri*、*P. agraensis* 以及延腹榕小蜂亚科（Sycoryctinae）缩腹榕小蜂属（*Apocrypta*）的 *Apocrypta* sp. 和 *A. westwoodi*。这5种非传粉小蜂均从榕果外将产卵器插入果内产卵，后代雌蜂必须依赖于传粉小蜂雄性后代在果壁上打的出蜂口才能飞出榕果，寻找合适的榕果产卵，开始下一个生活周期。

Platyneura 属的小蜂被认为是造瘿者（Zhang et al，2003；Zhen 2004）；而 *Apocrypta* 属的小蜂被认为是 *Ceratosolen* 属传粉小蜂和一些非传粉小蜂的拟寄生者（Ulenberg，1985；Ulenberg & van Pelt，1985），但 Kerdelhué et al（2000）则倾向于认为它们是造瘿者。

1.3 研究方法

我们于 2003 年 12 月—2004 年 4 月进行了放蜂实验，同时还采集了自然成熟榕果，在研究中所用的网袋为 120 筛目绢纱网袋（15 cm × 20 cm）。

1.3.1 非传粉小蜂放蜂实验　为了验证非传粉小蜂的食性，对每种非传粉小蜂进行了独立放蜂实验。因为 *P. testacea* 最先产卵，而且在野外收集的果中数量较少，所以等它产卵后才套住小果，防止其他小蜂再在这些果上产卵。另外，由于果内同时出蜂，*Apocrypta* sp. 较少且较难与 *A. westwoodi* 区分开，故对两种小蜂进行同时放蜂，根据它们是否能产生瘿花来决定是否需要分别放蜂。

在榕果刚萌发花芽的时候，用网袋套住小果，防止小蜂在这些果上产卵。每袋套 4～6 个果，共套了 15 个网袋。把这 15 个网袋分为三组，一组放 *P. mayri*，一组放 *P. agraensis*，一组放 *Apocrypta* sp. 和 *A. westwoodi*，各组样果数量见表 1。

根据小蜂的产卵顺序和产卵天数，确定每种小蜂放蜂的时间和天数：5 种小蜂的产卵顺序依次为 *P. testacea*，*Apocrypta* sp.，*P. mayri*，*A. westwoodi*，*P. agraensis*，每种小蜂产 0 卵约持续 1 周。因此，除放 *Apocrypta* sp. 和 *A. westwoodi* 的一组持续放蜂 3 周外，其他两组均只放蜂 1 周。放蜂的当天早上，采集近成熟且经严格检验无出蜂口的榕果带回实验室，掰开榕果，用吸管将果内出飞的小蜂按种类收集，以平均每果 30～50 头小蜂的密度将小蜂用网袋分装。用装有小蜂的网袋替换之前套住小果的袋子，并做好标签。以后每两天换一袋蜂，同时收集袋中落果，剖开观察，检视有无瘿花。

当实验果成熟时采回收蜂。收蜂方法如下：用网袋单果分装，将其采回，并掰开实验果辅助小蜂羽化出果。待绝大部分小蜂出飞后，用乙醚麻醉，然后解开网袋，剖开榕果，细心检查所有瘿花，把未出瘿花的小蜂用镊子和解剖针轻轻剥出，之后把所有生长和发育在同一榕果内的小蜂置于盛有 75%酒精的小瓶中保存，做好标签。统计各果内小蜂和瘿花的数量。

1.3.2 传粉小蜂放蜂实验　为检验非传粉小蜂对传粉小蜂种群和榕树繁殖的影响，又做了传粉小蜂的独立放蜂实验。在榕果刚萌发花芽的时候，用网袋套住小果，防止非传粉小蜂在这些果上产卵。每个网袋套一个小果，共套了 20 个网袋。当榕果发育至接收期时，打开网袋，让传粉小蜂自然进蜂。待不再进蜂后，继续用网袋套住小果。当同期果上不再有非传粉小蜂产卵时，将实验果采回，同时采回一批没有任何处理的对照果测量果径并剖果计数进蜂数，然后收蜂。收蜂方法同上。统计果内瘿花数、传粉小蜂后代数和种子数等变量。对实验果与对照果的上述变量进行 t 检验。

1.3.3 自然成熟榕果的收集和处理　为了分析自然情况下聚果榕榕果内小蜂的组成及其相互间的关系，从研究地点的原始森林、中度干扰下的热带雨林和人为活动干扰严重地段 3 种类型生境中生长的 7 株聚果榕成年植株上，采集近成熟且经严格检验无出蜂口的榕果，用网袋单果套装，编号带回实验室令其自然出蜂，按上述方法收集小蜂。共采集到 45 个自然成熟榕果，统计单果内各种小蜂和种子的数量，然后进行 Pearson 相关分析。

2 结果与分析

2.1 非传粉小蜂放蜂实验

在仅有 *P. testacea* 产卵的一组榕果中，果内均有瘿花，并有 14 个榕果（占实验果的 56%）发育成熟。在仅有 *P. mayri* 产卵的榕果里也有瘿花，并有 9 个发育成熟的榕果（占实验果的 45%）。然而在放 *P. agraensis* 和 *Apocrypta* 属小蜂的两组榕果里都没有瘿花和成熟的榕果（表 1）。

表 1　每种非传粉小蜂独立放蜂时所产生的平均瘿花数和小蜂后代数

Tab. 1 Mean number of the galls and wasp offspring per fruit controlling non-pollinators to oviposit respectively

小蜂种类 Species	瘿花数 No. of galls (mean ± *SD*)	小蜂数 No. of wasps (mean ± *SD*)	成熟果样本量 Sample of mature fruits	总样本量 Sample of total fruits
P. testacea	248.8 ± 64.3	220.5 ± 62.8	14	25
P. mayri	57.7 ± 33.6	39.9 ± 24.9	9	20
P. agraensis	0	0	0	15
Apocrypta sp. + *A. westwoodi*	0	0	0	21

在这5种非传粉小蜂中，仅 *P. testacea* 和 *P. mayri* 能刺激子房单性增殖发育成瘿花，表明它们是造瘿者。*P. agraensis* 和 *Apocrypta* 属两种小蜂不能刺激子房发育成瘿花，它们可能是以种子为食的造瘿者或拟寄生者。

2.2 传粉小蜂放蜂实验

在检验非传粉小蜂对传粉小蜂和榕树繁殖影响的实验中，共收集到15个实验果和14个对照果。对所得数据分析的结果表明非传粉小蜂对榕果的直径、进蜂数、传粉小蜂后代数和种子数均没有显著影响，但却能显著提高瘿花的数量（表2）。在有非传粉小蜂产卵的果中瘿花数量显著增多，可能是因为造瘿者 *P. testacea* 和 *P. mayri* 的产卵提高了雌花的利用率，从而增加了瘿花的数量。

表2 仅有传粉小蜂产卵的实验果与对照果各变量的比较

Tab. 2 Comparison between variables from the treated fruits only oviposited by pollinators and from the natural condition

变量 Variable	处理榕果 Treated fruit (mean ± *SD*)	对照榕果 Natural fruit (mean ± *SD*)	差异 Difference (*t*)
果径 Diameter of fruit	2.91 ± 0.15	2.81 ± 0.16	−1.872
进蜂 Foundress	11.87 ± 9.43	8.64 ± 3.97	−1.213
瘿花 Gall	2 444.87 ± 368.21	3 503.43 ± 384.20	7.576**
传粉小蜂后代 Offspring of pollinators	2 359.97 ± 360.85	2 627.57 ± 288.15	1.901
种子 Seed	1 694.47 ± 452.84	1 794.64 ± 404.42	0.627
样本 Sample	15	14	

** $P<0.01$.

2.3 聚果榕小蜂群落结构

对自然采集的45个榕果内6种小蜂数量的统计表明：传粉小蜂所占比例最高，为77.2%；其次是 *P. mayri* 7.7%，*P. agraensis* 6.8%，*A. westwoodi* 6.7%；*P. testacea* 和 *Apocrypta* sp. 比例较低，分别为1.0%和0.6%。说明虽然有5种非传粉小蜂与传粉小蜂同时在榕果中发育，但在整个小蜂群落里，非传粉小蜂的比例较小，传粉小蜂处于优势地位。

自然采集榕果中小蜂数和种子数的相关分析表明：*P. agraensis* 与传粉小蜂极显著正相关。*Apocrypta* sp. 与 *P. testacea* 显著正相关；*A. westwoodi* 与 *P. mayr* 极显著正相关；其他小蜂两两之间的相关性均不显著（图1）。此外，传粉小蜂与种子数极显著正相关（图1）。

3 讨 论

本研究表明，在聚果榕榕果内寄生的5种非传粉小蜂中，*P. testacea* 和 *P. mayri* 是造瘿者，能独立刺激子房发育成瘿花，它们先于传粉小蜂产卵，并能防止榕果的早期脱落；*Apocrypta* sp.、*A. westwoodi* 和 *P. agraensis* 则不能独立刺激子房发育成瘿花（表1）。

然而，在自然情况下，一些没有传粉小蜂进去传粉而成熟的榕果里通常同时发育着4种小蜂：*P. testacea*、*P. mayri*、*Apocrypta* sp. 和 *A. westwoodi*。但在它们中仅 *P. testacea* 和 *P. mayri* 是造瘿者，说明4种小蜂之间存在着寄生关系。通过分析我们认为，*Apocrypta* sp. 是 *P. testacea* 的拟寄生者，*A. westwoodi* 则可能同时寄生 *P. testacea* 和 *P. mayri*。原因如下：首先，*Apocrypta* sp. 和 *A. westwoodi* 不能刺激子房发育成瘿花（表1），因此它们只能寄生某些已发育的虫瘿。其次，有 *Apocrypta* sp. 发育的瘿花与有 *P. testacea* 的瘿花很像，都是花梗很长，伸入果腔；而有 *A. westwoodi* 发育的瘿花则与有 *P. mayri* 的瘿花一样，都是花梗很短，紧贴果壁生长，说明 *Apocrypta* 属小蜂占据的瘿花可能原本发育着 *Platyneura* 属的小蜂。第三，果内数据相关性分析发现，*Apocrypta* sp. 与 *P. testacea* 显著正相关，*A. westwoodi* 与 *P. mayri* 极显著正相关（图1）。说明 *P. testacea* 和 *P. mayri* 吸引 *Apocrypta* 属的2种小蜂，对其具正的密度制约性。最后，从产卵顺序来看，*Apocrypta* sp. 在 *P. testacea* 之后产卵，*A. westwoodi* 在 *P. testacea* 和 *P. mayri* 之后产卵。*Apocrypta* sp. 和 *A. westwoodi* 是拟寄生小蜂，这与 Ulenberg（1985）、Ulenberg & van Pelt（1985）、Kerdelhué & Rasplus（1996）的研究结果一致；虽然Kerdelhué et al（2000）通过种间

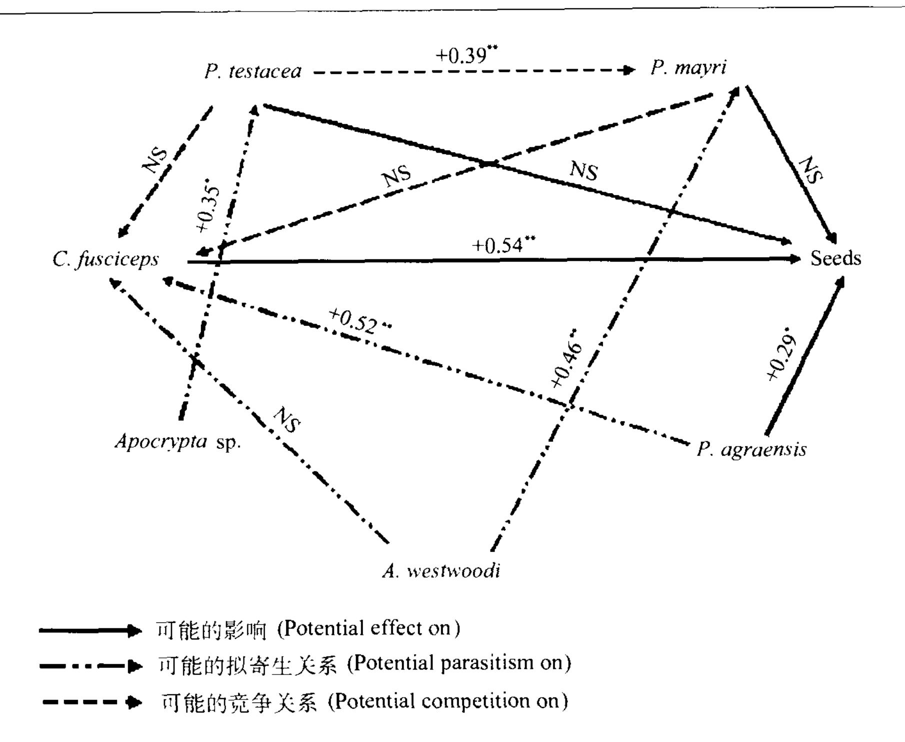


图 1 聚果榕上6种小蜂及种子之间的相关性

Fig. 1 Correlation among six species fig wasps and their relationships with the seeds in *F. racemosa*

Pearson Correlation Analysis: $n = 45$, NS. $P > 0.05$, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$.

分析认为 *Apocrypta* 属的小蜂可能是造瘿者，但是仅仅通过该方法所得出的结论是不可靠的（West et al, 1996）。而本研究则证明 *Apocrypta* 属的小蜂不能刺激子房产生瘿花，另外 Kerdelhué & Rasplus（1996）观察到该属小蜂在已被产卵的瘿花中产卵。

当只有 *P. agraensis* 产卵时，它不能刺激子房产生瘿花，因此它可能是以种子为食的造瘿者或者是拟寄生者。但是，没有任何证据可以证明哪种非传粉小蜂是以种子为食的造瘿者（Compton et al, 1991; Compton & van Noort, 1992）。而且在雌雄异株的榕树的雌株（seed fig）上，明显缺少非传粉小蜂（Compton et al, 1994; Weiblen et al, 2001）。另外，在没有传粉小蜂的榕果中缺乏 *P. agraensis*，该种产卵很晚（最后产卵），并与传粉小蜂极显著正相关（图 1），且它的瘿花与传粉小蜂的相似，所以它应该是传粉小蜂的拟寄生者。

对果内数据的相关分析表明，造瘿者对传粉小蜂种群有负的影响。这与以前的研究结果（Compton et al, 1994; West & Herre, 1994; West et al, 1996; Kerdelhué et al, 2000）是吻合的。因为造瘿者与传粉小蜂利用相同的雌花资源，如果它们先于传粉小蜂产卵，就会影响传粉小蜂对雌花资源的利用率，而且它们的瘿花伸入果腔，还可能会对传粉小蜂的产卵行为有影响。不过在自然条件下，它们对传粉小蜂的负面影响并不显著（图 1），这可能是由于天敌（如拟寄生者和蚂蚁等）的影响（Yu, 2001）。Yu（2001）认为，如果造瘿者-拟寄生者的作用保持稳定，拟寄生者就能限制造瘿者的种群数量，使造瘿者不能竞争性排除传粉小蜂。West et al（1996）已经证明当拟寄生者与其寄主正相关时，拟寄生者的作用是稳定的。在本研究中，*Apocrypta* sp. 和 *A. westwoodi* 分别与 *P. testacea* 和 *P. mayri* 显著正相关，说明 *Apocrypta* 属小蜂对 *P. testacea* 和 *P. mayri* 的种群具有限制作用，这可能是造瘿者 *P. testacea* 和 *P. mayri* 不能竞争排除传粉小蜂的原因之一。另一方面，在榕树和榕果上活动着许多蚂蚁（Yang et al, 2003），蚂蚁对非传粉小蜂的干扰和捕食能够使其缩短产卵时间（Yang, unpublished data），从而限制其种群数量，对传粉小蜂和种子具有保护作用（Compton & Robertson, 1988），进而减弱非传粉小蜂对传粉小蜂和榕树繁殖的影响。

野外观察发现 *Apocrypta* sp. 早于传粉小蜂产卵；*A. westwoodi* 虽然晚于传粉小蜂产卵，但它与传粉小蜂的相关性不显著（图 1），可能并不寄生传粉小蜂，而且该物种能够在没有被传粉小蜂传粉和产卵的榕果中发育，因此对传粉小蜂和种子的影响可能是间接而微小的（Bronstein，1991）。*P. agraensis* 作为传粉小蜂的拟寄生者对传粉小蜂种群有负影响，但它与传粉小蜂极显著正相关的拟寄生关系能使两者的种群保持稳定（West et al，1996）。而且，果内小蜂数量显示，非传粉小蜂所占比例较小，传粉小蜂处于优势地位。另外，放蜂实验显示，非传粉小蜂的产卵对传粉小蜂的进蜂数、传粉小蜂的后代数和种子数量都没有显著影响（表 2）。说明自然条件下，在蚂蚁及拟寄生关系的作用下，非传粉小蜂不能危及到传粉小蜂的优势地位，对榕树繁殖也没有显著影响，因此它们对榕树 - 传粉小蜂系统稳定性的影响有限，能够与其共存。

榕树是热带雨林的关键物种，全年结果，能在食物相对缺乏时为食果动物提供充足的资源（Krebs 1978; Nason et al, 1998; Thornton et al, 1996; Harrison 2003）。因此，它们极大地影响着热带雨林的功能和结构（Primack，1998）。然而，榕树种群的保持不仅依赖榕树自身，还依赖于与其高度协同进化的传粉小蜂。寄生在榕果中的非传粉小蜂因为与传粉小蜂有着竞争或拟寄生关系，会影响传粉小蜂的种群数量，进而影响传粉小蜂对花粉的散播最终影响榕树的繁殖。所以在研究榕树 - 传粉小蜂系统的稳定性时，必须考虑非传粉小蜂的影响（Kerdelhué & Rasplus，1996）。本研究结果表明，非传粉小蜂之间存在着拟寄生关系，能够相互制约，因而在自然情况下，对传粉小蜂和榕树繁殖没有显著影响。但是，已有的研究表明，严重受人类活动干扰的高度片断化地区的榕树上的小蜂群落结构发生改变，非传粉小蜂的比例显著上升，甚至有 30%的榕果中缺乏传粉小蜂（Wang et al，2005a），这可能会影响榕树 - 传粉小蜂系统的稳定性。因此，在对榕树这一热带雨林关键物种进行研究和保护时，必须综合考虑榕树自身的特点和人类活动对它的影响。

致谢：中国科学院西双版纳热带植物园协同进化组彭艳琼、段柱标老师和徐磊在野外工作中提供了帮助，特致谢意！

参考文献：

Berg CC. 1989. Classification and distribution of Ficus [J]. *Experientia*, **45**: 605 - 611.

Boucher DH. 1985. The Biology of Mutualism: Ecology and Evolution [M]. New York: Oxford University Press.

Bronstein JL. 1991. The non-pollinating wasp fauna of *Ficus pertusa*: Exploitation of a mutualism [J]. *Oikos*, **61**: 175 - 186.

Bronstein JL. 1994. Our current understanding of mutualism [J]. *Quarterly Review of Biology*, **69**: 31 - 51.

Bronstein JL. 2001. The exploitation of mutualisms [J]. *Ecology Letters*, **4**: 277 - 287.

Chen Y, Ma WL, Luo GT. 1996. Effects of light on circadium rhythm of fig wasps [J]. *Acta Ecol. Sin.*, **16** (2): 160 - 166. [陈 勇，马炜梁，罗光坦. 1996. 薜荔榕小蜂出飞节律与光因子的关系. 生态学报，**16** (2): 160 - 166.]

Compton SG, Hawkins BA. 1992. Determinants of species richness in southern African fig wasp assemblages [J]. *Oecologia*, **91**: 68 - 74.

Compton SG, Robertson HG. 1988. Complex interactions between mutualisms: Ants tending Homopterans protect fig seeds and pollinators [J]. *Ecology*, **69** (4): 1302 - 1305.

Compton SG, van Noort S. 1992. Southern African fig wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea): Resource utilization and host relationships [J]. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. Ser. C*, **95**: 423 - 435.

Compton SG, Holton KC, Rashbrook VK, van Noort S, Vincent L, Ware AB. 1991. Studies of *Ceratosolen galili*, a nonpollinating Agaonid fig wasp [J]. *Biotropica*, **23**: 188 - 194.

Compton SG, Rasplus JY, Ware AB. 1994. African fig wasp parasitoid communities [A]. In: Hawkins B, Sheehan W. Parasitoid Community Ecology [M]. Oxford: Oxford Univ. Press. 343 - 68.

Cook JM, Power SA. 1996. Effects of within-tree flowering asynchrony on the dynamics of seed and wasp production in an Australian fig species [J]. *Journal of Biogeography*, **23** (4): 487 - 493.

Cook JM, Rasplus JY. 2003. Mutualists with attitude: Coevolving fig wasps and figs [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, **18** (5): 241 - 218.

Darwin C. 1859. On the Origin of Species: A Facsimile of the First Edition [M]. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.

Dugatkin LA. 1997. Cooperation among Animals: An Evolutionary Perspective [M]. New York: Oxford University Press.

Harrison R. 2003. Fig wasp dispersal and the stability of a keystone plant resource in Borneo [J]. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **270**: S76 - 79.

Hawkins BA, Compton SG. 1992. African fig wasp communities: Undersaturation and latitudinal gradients in species richness [J]. *Journal of Animal Ecology*, **61**: 361 - 372.

Herre EA. 1999. The evolution of mutualisms: Exploring the paths between conflict and cooperation [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**: 49 - 53.

Jazen DH. 1979. How to be a fig [J]. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **10**: 13 - 51.

Kerdelhué C, Rasplus JY. 1996. Nonpollinating Afro-tropical fig wasps

affect the fig-pollinator mutualism in *Ficus* within the subgenus *Sycomorus* [*J*]. *Oikos*, **75**: 3－14.

Kerdelhué C, Rossi JP, Rasplus JY. 2000. Comparative community ecology studies on Old World figs and fig wasps [J]. *Oikos*, **81** (10): 2832－2849.

Krebs JK. 1978. Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance [M]. New York: Harper & Row, Inc Press. 495－497.

Michaloud G, Carriere S, Kobbi M. 1996. Exceptions to the one:One relationship between African fig trees and their fig wasp pollinators possible evolutionary scenarios [J]. *Journal of Biogeography*, **23**: 513－520.

Nason JD, Herre EA, Hamrick JL. 1998. The breeding structure of a tropical keystone plant resource [J]. *Nature*, **391** (12): 685－687.

Primack RB. 1998. Essentials of Conservation Biology, 2nd ed. [M]. MA: Sinauer Associates Press.

Qin JD. 1987. The Relationship between Insects and Plants [M]. Beijing: Science Press. [钦俊德. 1987. 昆虫与植物的关系. 北京: 科学出版社.]

Qin JD, Wang ZZ. 2001. The relation of interaction between insects and plants to evolution [J]. *Acta Entomologica Sinica*, **44** (3): 360－365. [钦俊德, 王琛柱. 2001. 论昆虫与植物的相互作用和进化的关系. 昆虫学报, **44** (3): 360－365.]

Thornton LWB, Compton SG, Wilson CN. 1996. The role of animal in the colonization of the Krakatau Islands by fig tress (*Ficus species*) [J]. *Journal of Biogeography*, **23**: 577－592.

Ulenberg SA. 1985. The systematics of the fig wasp parasites of the genus *Apocrypta* Coquerl [J]. *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, **83**: 1－176.

Ulenberg SA, van Pelt W. 1985. A revision of the species of *Apocrypta* Coquerel: A taxonomic study incorporating uni- and multivariate analyses [J]. *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, *Afdeeling Natuurkunde*, *Tweed Reeks*., **83**: 41－148.

Wang RW, Yang CY, Zhao GF, Yang DR. 2005a. Fragmentation effects on diversity of wasp community and its impact on fig/fig wasp interaction in *Ficus racemosa* [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, **47**: 20－26.

Wang RW, Yang JX, Yang DR. 2005b. Seasonal change in the trade-off among fig-supported wasps and viable seeds in figs and its evolutionary implications [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, **47**: 1－9.

Weiblen GD. 2002. How to be a fig wasp [J]. *Annual Review of Entomology*, **47**: 299－330.

Weiblen GD, Yu DW, West SA. 2001. Parasitism and pollination in functionally dioecious figs [J]. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **268**: 651－659.

West SA, Herre EA. 1994. The ecology of the New World fig-parasitizing wasps Idarnes and implications for the evolution of the fig-pollinator mutualism [J]. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **258**: 67－72.

West SA, Herre EA, Windsor DM, Green PRS. 1996. The ecology and evolution of the New World non-pollinating fig wasp communities [J]. *Journal of Biogeography*, **23**: 447－458.

Yang DR, Zhao TZ, Wang RW, Zhang GM, Song QS. 2001. Study on pollination ecology of fig wasp (*Ceratosolen* sp.) in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China [J]. *Zool. Res.*, **22**: 131－139. [杨大荣, 赵庭周, 王瑞武, 张光明, 宋启示. 2001. 西双版纳热带雨林聚果榕小蜂的传粉生态学. 动物学研究, **22**: 131－139.]

Yang DR, Peng YQ, Zhang GM, Song QS, Gu HY, Wang QY. 2003. Structure and biodiversity of insect community on syconia fruits of *Ficus racemosa* in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **14** (10): 1710－1714. [杨大荣, 彭艳琼, 张光明, 宋启示, 谷海燕, 王秋艳. 2003. 西双版纳热带雨林聚果榕隐头果的昆虫群落结构与多样性. 应用生态学报, **14** (10): 1710－1714.]

Yu DW. 2001. Parasites of mutualism [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, **72**: 529－546.

Zhang GM, Yang DR, Xu L, Peng YQ, Lu Y. 2003. The study on the relationships of the species fig wasps in the figs of *Ficus racemosa* in Xishuangbanna (China) [J]. *Chinese Journal of Ecology*, **22** (4): 20－26. [张光明, 杨大荣, 徐 磊, 彭艳琼, 卢 耀. 2003. 西双版纳聚果榕榕果小蜂种间联结性研究. 生态学杂志, **22** (4): 20－26.]

Zhen WQ. 2004. The ecological studies on the oviposition behavior of fig wasps [D]. Ph. D. diss. Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences. [甄文全. 2004. 榕小蜂产卵行为生态学研究. 博士生学位论文. 中国科学院动物研究所.]